

- FRECHKOP, S. (1938): Mammifères. Exploration du Parc National Albert, Mission G. F. de Witte (1933-1935), Fasc. 10, 103 pp., 19 plates, 1 map. Bruxelles.
- HEIM DE BALSAC, H.; LAMOTTE, M. (1957): Evolution et phylogénie des soricidés africains 2. La lignée *Sylvisorex-Suncus-Crocidura*. *Mammalia* 21, 15-49.
- JENKINS, P. D. (1984): Description of a new species of *Sylvisorex* (Insectivora: Soricidae) from Tanzania. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 47, 65-76.
- THOMAS, O. (1904): On mammals from the Island of Fernando Po, collected by Mr. E. Seimund. *Proc. zool. Soc., London* 1904 (2), 183-193.
- VAN DER STRAETEN, E.; VERHEYEN, W. N. (1983): Nouvelles captures de *Lophuromys rahmi* et *Delanymys brooksi* en République Rwandaise. *Mammalia* 47, 426-429.

Authors' addresses: Dr. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150-164, D-5300 Bonn 1, FRG; Prof. Dr. WALTER VERHEYEN, Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Rijksuniversitair Centrum, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, Belgium

Organisation spatiale, compétition et dynamique des populations sauvages de Souris (*Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Ratty) du Midi de la France

Par J. CASSAING et H. CROSET

Reception du Ms. 7. 3. 1985

Abstract

*Spatial organization, competition and dynamics of wild mice populations (*Mus spretus* Lataste and *Mus musculus domesticus* Ratty) in Southern France*

Investigated the spatial organization of wild populations of mice in Southern France, we find that overlap of population distribution does not occur except along a narrow coastal (syntopy). Since direct competition and ecophysiological results cannot account for all aspects of the habitat segregation, we combine demographic data with distribution of individuals and behavioral patterns: major differences become apparent in their spatial and social organization, by establishing a sedentariness index. In densely covered habitats *Mus spretus* males patrol large home ranges within which they are sedentary and territorial. Such a behavior suggests that this species cannot successfully colonize sparsely covered habitats: home range to be controlled becoming then much too large. This situation is present in the dune habitat of the "Petite Camargue", solely inhabited by *M. m. domesticus*. The wandering and nomadic behavior of this latter species enables it to occupy such areas and reconstitute its population after migration due to its social behavior resulting in frequent interindividual contacts.

Introduction

Deux espèces de Souris vivent en sympatrie dans le Sud de la France, l'Espagne et l'Afrique du Nord (BRITTON-DAVIDIAN et THALER 1978): il s'agit de *Mus spretus*, à vie toujours sauvage, et de la semi-espèce occidentale de *Mus musculus*, qui doit être dénommée *Mus musculus domesticus* (THALER et al. 1982), à la fois sauvage et commensale. Dans le Midi de la France, des populations sauvages des deux espèces coexistent en syntopie sur une frange littorale peu étendue; *M. m. domesticus* est exclu des zones arides, comme les garrigues à chêne-kermès, occupées seulement par *Mus spretus* dont les exigences hydriques sont moindres (SICARD et al. 1985). En revanche, l'absence de *Mus spretus* de certaines zones littorales occupées par *M. m. domesticus* ne peut être expliquée par la compétition directe: des confrontations dyadiques réalisées en terrarium (CASSAING 1984) révèlent la supériorité

individuelle des mâles, très agressifs, de *M. spretus*. A l'inverse, une population enclose de cette espèce est confinée par *M. m. domesticus*, et cesse de se reproduire (ORSINI et al. 1982; CASSAING 1984).

Les comportements d'interaction interspécifiques interviennent de façon complexe et ne peuvent expliquer à eux-seuls la ségrégation observée, tout comme les paramètres éco-physiologiques. L'interprétation des résultats obtenus nécessite une connaissance précise de données étho-écologiques adéquates concernant les espèces dans leur milieu naturel (EISENBERG 1967; GRANT 1972; CASSAING 1984): ainsi un certain nombre de travaux, en particulier sur les Campagnols, montrent que densité moyenne et fluctuations de densité sont fortement dépendants du comportement d'espacement («spacing behaviour»), particulièrement quand la population est en phase de multiplication (CHITTY 1967; KREBS 1978).

Les variations de la distanciation entre individus sont sous la dépendance des interactions interindividuelles, qui déterminent la territorialité ou l'existence de hiérarchies, le taux de dispersion etc. . . . En cas de restriction des ressources, les individus subordonnés ou non territoriaux disparaissent par mortalité ou dispersion. Pour MYERS et KREBS (1970) puis KREBS (1978), les migrants diffèrent génétiquement et comportementalement. Les migrations peuvent toutefois affecter plus d'individus, voire toute la population en situation de compétition: c'est notamment le cas chez *Mus m. domesticus* dont les populations migrent en présence de *Peromyscus* plus sédentaire (CALDWELL et GENTRY 1965; SHEPPE 1967). La mobilité représenterait ainsi une alternative à la compétition «ouverte» (TAYLOR et TAYLOR 1977); ce phénomène très répandu a été appelé compétition négative par HUTCHINSON (1957).

C'est donc par l'intermédiaire des structures sociales que les comportements d'interaction vont intervenir: les différentes stratégies ainsi déterminées pourront avantager l'une des espèces dans l'occupation de certains types d'habitats et du fait de la compétition aboutir à l'exclusion de l'autre.

Nous nous proposons dans cet article d'analyser les facteurs de l'organisation spatiale des deux espèces de Souris du Midi de la France: densité de population et ses variations, paramètres démographiques (classe d'âge, sex-ratio, taux de disparition), déplacements et sédentarité des individus, ainsi que leur distribution (agrégation, association de différentes catégories d'individu). Puis, à la lumière de nos résultats sur les comportements d'interaction en laboratoire et en enclos de population (CASSAING 1984), nous analyserons comment ces facteurs pourraient intervenir dans la compétition interspécifique et la ségrégation au niveau de l'habitat.

Materiel et methodes

Les données de terrain sont obtenues à partir de quadrat de grandes dimensions, et à ce titre ne sont guère comparables, concernant les Souris, qu'avec les travaux de TOMICH (1970) à Hawaï et FITZGERALD et al. (1981) en Nouvelle-Zélande, du fait des biais inhérents aux études en petit quadrat (DUPLANTIER et al. 1984). La méthodologie employée, les calculs d'estimation de la densité ainsi que la description des stations d'études sont précisés dans nos articles précédents (ORSINI et al. 1982; DUPLANTIER et al. 1984a, b). On rappellera seulement les principaux aspects ici.

Stations d'étude

Les trois stations d'études choisies sont représentatives des trois types de situations rencontrées dans le Midi de la France: présence de l'une ou l'autre espèce et les deux espèces à la fois.

Station 1: elle est située en Petite Camargue; il s'agit d'un complexe dunaire entre mer et étang, avec des bas-fonds inondables, des zones sableuses colmatées et des dunes. De l'eau douce y est disponible toute l'année à faible profondeur, ce qui permet une occupation permanente par *Mus m. domesticus*.

Station 2: il s'agit d'une garrigue à chêne-kermès (*Quercus coccifera*) et genêt-scorpion (*Genista*

scorpius) sur calcaire Jurassique, située à Murviel – les – Montpellier. Cette station est caractérisée par son extrême aridité estivale; elle est occupée par *Mus spretus*.

Station 3: elle est située sur l'étroit cordon littoral de Palavas à Frontignan (lieu-dit «Les Aresquiers»), entre mer et étang. La largeur du cordon varie suivant le niveau des étangs. La végétation y est distribuée en mosaïque, avec sansouïres, jonçaises et zones dunaires basses. Le quadrat échantillonné englobe la largeur disponible (100 à 250 m) sur un kilomètre de long. Cette zone est occupée par les deux espèces.

Estimation des densités

Les captures sont réalisées avec des pièges grillagés et un appât attractif (pâte faite d'un mélange de farine, eau, sardine et huile d'olive). Les pièges utilisés sont des pièges Firobind: chaque emplacement est espacé de 30 m et comporte deux ou trois pièges suivant les densités rencontrées. Le quadrat de Petite Camargue a 242 emplacements (soit 11×22 lignes) et draine les animaux sur une vingtaine d'hectares; celui de Murviel en a 121 (soit 11×11 lignes) et celui des Aresquiers «en moyenne» 150.

L'estimation de l'effectif est réalisée de la manière suivante: une session d'échantillonnage, répétée tous les 3-4 mois dure deux semaines; lors de la première semaine, considérée comme la «capture» pour l'application de l'indice de Lincoln, les individus sont marqués si nécessaire, puis, soit relâchés tous les jours à leur point de capture, soit au bout de trois nuits maximum (ce qui a permis des analyses génétiques). La deuxième semaine est considérée comme recapture pour l'indice de Lincoln. Nous avons utilisé une maille de 30 m à la capture, et de 22 m à la recapture en disposant d'un emplacement supplémentaire au centre de chaque maille. Nous avons pu ainsi déterminer la maille optimale pour l'estimation des déplacements et des densités (DUPLANTIER et al. 1984b).

Autres paramètres démographiques

Les individus sont répartis en 4 classes d'âge selon leurs mensurations corporelles (longueur totale et poids) à la première capture, sur la base de données sur la croissance corporelle obtenues en élevage. A la capture, on juge également l'état sexuel et les individus sont répartis en «actifs» et «inactifs» suivant le cas (testicules scrotaux ou abdominaux pour les mâles; vagin ouvert, gestation ou mammelles visibles chez les femelles).

Nous utiliserons comme paramètre de la vitesse de renouvellement le taux de disparition des individus marqués, calculé comme suit: au nombre d'individus marqués (M) à la session n, on retranche le nombre de marqués (m) recapturés à la session $n + 1$; le résultat est rapporté à la situation de départ; on a alors $T = M - m/M \times 100$. Ce paramètre permet de juger des influences saisonnières sur la survie.

Déplacement et sédentarité

Les déplacements sont mesurés par la distance linéaire qui sépare deux points de capture. Lorsque plusieurs points de captures sont disponibles au cours d'une même session (du fait d'études génétiques menées simultanément, nous n'avons parfois relâché les animaux qu'au bout des trois nuits de capture d'une part, et des deux nuits de recaptures d'autre part), nous utiliserons la Distance Maximale de Recapture (SPITZ 1969), mesurée entre les deux points de capture les plus extrêmes. Lorsque nous n'avons relâché qu'une fois les individus, plusieurs jours (3 à 8 maximum) séparent la capture de la recapture. Dès lors, il n'y a pas de phénomène d'habituation comme cela risque de se produire lorsque les recaptures sont effectuées d'un jour sur l'autre: nous utiliserons alors la Distance de Recapture (D.R.).

La moyenne obtenue pour tous les individus recapturés deux fois ou plus caractérise l'ensemble de la population et peut être utilisée pour déterminer sa sédentarité globale de la manière suivante: on détermine le centre géométrique des points de capture d'un individu pour une session d'échantillonnage donnée; à la session suivante, on évalue la distance linéaire qui sépare le nouveau centre d'activité du précédent. La moyenne de ces distances pour l'ensemble des individus (ou une catégorie quelconque) qu'on appellera «Déplacement Saisonnier de l'Activité» (D.S.A.) est alors rapportée à la demi-somme des distances de recaptures des deux sessions. Si le rapport est inférieur à 1, la population est restée globalement sédentaire; il y a un glissement d'aire pour les valeurs approximativement comprises entre 1 et 1,5, et migration pour les valeurs supérieures, les domaines étant alors largement disjoints.

Relations spatiales

Dans son étude sur les structures sociales des populations sauvages de Souris nord-californiennes, MYERS (1974) suppose que les individus vivant à proximité les uns des autres sont capturés aux mêmes emplacements. Du fait des déplacements importants (plusieurs dizaines à plusieurs centaines de mètres) que nos travaux ont révélés, cette assertion risque de ne pas être vérifiée avec une maille

insuffisante: nous avons en effet montré l'effet de concentration artificielle des domaines dans ce cas (DUPLANTIER et al. 1984a). Nous postulons que les individus capturés aux mêmes emplacements ont a priori une probabilité de rencontre supérieure entre eux que vis-à-vis des autres, ce qui ne préjuge pas de leur proximité ou promiscuité permanente. Nous rechercherons alors si des catégories d'âge ou de sexe sont préférentiellement « associées » dans les captures, ou au contraire sont préférentiellement « dissociées ».

Resultats

Paramètres démographiques

Cas de Mus musculus domesticus sur le littoral de Petite Camargue

En Novembre, la population est très jeune avec 15 % d'adultes seulement. Elle se caractérise également par un déficit en femelles: le sex-ratio est de 1,6 en 1979 et 1,3 en 1980. Cela est vrai pour toutes les classes d'âge. Par la suite, la population décroît jusqu'à la fin du Printemps pour passer de 160 à 36 individus en Juin, soit d'environ 6 à 1 individu/hectare. A ce moment, les bêtes sont sexuellement actives: quatre femelles sur les cinq capturés sont pleines ou allaitantes. Le sex-ratio, 15/5, accentue la tendance hivernale (33/17 en Mars). En Novembre 1980, aucun individu des sessions précédentes n'est repris, ce qui résulte d'un taux de disparition mensuel moyen de 20 % remarquablement constant tout au long de l'année. On observe donc la même décroissance au cours de l'Hiver suivant, et la date un peu plus tardive de la session de Printemps permet de constater que la reproduction ne débute pas en Avril, alors qu'en Juin où la densité est inférieure à 0,5 individu/hectare, on capture une femelle en fin de gestation.

Cas de Mus spretus en garrigue à Murviel-les-Montpellier

La première session réalisée en Février 1980 montre une population où toutes les classes sont également représentées, à l'exception des juvéniles (poids inférieur à 7 g), avec un sex-ratio proche de l'équilibre. Peu de bêtes sont sexuellement actives. La situation démographique des deux espèces, avec une densité d'environ 4 individus/ha, est assez proche, hormis le sex-ratio. En Juin, on ne trouve que des adultes alors que les effectifs ont chuté: le taux de disparition est assez élevé (26 %); la reproduction est donc totalement suspendue entre Février et Mai. Jusqu'ici, les mêmes phénomènes que chez *M. m. domesticus* se produisent, avec un décalage dans le temps. A l'Automne, le sex-ratio est déséquilibré en faveur des mâles (2,5); la reproduction va se poursuivre pendant tout l'Hiver avec un taux de disparition faible, seulement 12 % mensuel, ce qui entraîne une multiplication par 3,5 des effectifs. La proportion d'individus actifs est encore de 30 % mais la reproduction marque un arrêt en Février-Mars, aucun juvénile n'étant présent en Mars. Le sex-ratio se rééquilibre: 1,5 puis 1 en Juin. La population de *M. spretus* est alors à son maximum, mais la densité se stabilise autour de 10 individus/ha depuis la fin de l'Hiver. A ce moment, la population de *M. m. domesticus* est à son point le plus bas. En Septembre 1981, la population s'est renouvelée pour les $\frac{2}{3}$ à un rythme rapide et les effectifs sont restés constants malgré un taux de disparition élevé (30 %). On note également l'arrêt de la reproduction en Août. En Automne, le sex-ratio est à nouveau déséquilibré en faveur des mâles (1,4) comme pour l'autre espèce.

Variations d'effectifs suivant le sexe

Chez *M. m. domesticus*, les gains et les pertes restent toujours parallèles d'un sexe à l'autre, contrairement à *M. spretus* chez qui 3 cas sont à distinguer:

1. la population décroît (Printemps 1980); les pertes en mâles et en femelles sont équivalentes, tandis que la reproduction est arrêtée.

2. la population est en phase de croissance (Automne 1980); il apparaît un surplus de mâles (ou un déficit en femelles).
3. la population est stable. Au Printemps, il y a une perte relative en mâles par rapport au nombre de présents à la fin de l'Hiver; bien que non significative, cette perte est inattendue puisque la reproduction s'est poursuivie tout l'Hiver et que la croissance individuelle est bonne. On observe d'ailleurs un léger gain en femelles. En Été, il y a cette fois un recrutement apparent plus important en mâles, correspondant peut-être plus à la disparition d'un certain nombre de femelles qu'à un réel recrutement en mâles.

Déplacements et sédentarité

Cas de M. m. domesticus

L'importance des déplacements instantanés chez les petits Rongeurs est à souligner, comme nous l'avions déjà noté dans nos précédents articles (DUPLANTIER et al. 1984a, b): en effet, pour *M. m. domesticus* en Petite Camargue, la distance maximale de recapture avoisine ou dépasse toujours 100 m. Ces longs déplacements affectent toutes les catégories d'individus, quelle que soit la saison, mais avec une grande variabilité individuelle. Les résultats obtenus sur le quadrat des Aresquiers (où *M. spretus* est présent) montrent que ces déplacements dépendent de l'habitat et/ou de la compétition interspécifique, puisque la moyenne est ici de 32 m.

Nous avons cherché à vérifier si dans le temps, soit 3 ou 4 mois plus tard, les individus parcourent toujours les mêmes zones et seraient donc sédentaires sur de grands domaines, ou si ces déplacements importants sont le signe d'un nomadisme à court terme, auquel cas le centre d'activité se serait plus ou moins largement déplacé. Pour cela nous avons calculé l'indice défini plus haut, en mesurant le Déplacement Saisonnier de l'Activité (D.S.A.).

Entre Novembre et Mars 1980, l'indice vaut 0,6: la population dans son ensemble est restée sédentaire. Entre Mars et Juin, l'indice passe à 1,5: il y a un certain décalage de l'activité. Aucun individu marqué n'est repris en Novembre. La session suivante a été réalisée en Avril: les effectifs sont réduits (cf. tableau 1a) et 2 individus seulement sont recapturés et localisés à 182 m et 474 m du centre d'activité précédent, ce qui donnerait un indice de 3,9 avec les D.R.M de Novembre et Avril. Ces données incitent à penser qu'un certain nombre d'individus ont effectué une dispersion du même ordre de grandeur et dès lors résideraient hors du quadrat. En Juin, l'indice est de 1,5, mais ce chiffre englobe en fait deux catégories d'individus (voir Discussion).

Cas de Mus spretus

Sur le littoral à Frontignan les déplacements instantanés de *M. spretus* (112 m en moyenne) sont nettement supérieurs à ceux de *M. m. domesticus* (32 m). Ils sont équivalents à ceux de cette dernière où elle est seule présente, soit en Petite Camargue. En garrigue (Tableau 2b), les déplacements sont plus réduits: les moyennes les plus élevées sont celles de Février et d'Octobre 1980, autour de 50 m, alors que les densités sont faibles. Les femelles se déplacent en général plus que les mâles, dont les Distances de Recapture (D.R) sont très faibles en Hiver 1981: moins de 15 m.

L'estimation du déplacement du centre d'activité au Printemps 1980, alors que chutent fortement les effectifs, montre une mobilité d'ensemble de la population: l'indice moyen est de 1,8. En 1981, on observe cette fois une phase de croissance puis de stabilité des effectifs: or, l'indice de sédentarité reste compris entre 1,5 et 2. Dans son ensemble la population présenterait donc une certaine mobilité permanente. Mais dans le détail, on note une forte variabilité suivant le sexe et la saison: en Hiver, pendant la phase de croissance, les mâles sont mobiles et les femelles sédentaires. Au Printemps, la situation est inversée: les femelles sont très nomades en moyenne (indice 2,5) bien que leurs déplacements instantanés

Tableau 1a

Paramètres démographiques des populations sauvages de Souris du Midi de la France:
Mus musculus domesticus sur le littoral de Petite Camargue

	Novembre 1979	Mars 1980	Juin 1980	Décembre 1980	Avril 1981	Juin 1981
Effectif capturé	129	50	19	118	12	4
Sex ratio	1,55 (73 ♂ 47 ♀)	1,94 (33 ♂ 17 ♀)	2,80 (14 ♂ 5 ♀)	1,27 (66 ♂ 52 ♀)	1 (6 ♂ 6 ♀)	— (1 ♂ 3 ♀) ^b
Nombre d'adulte (dont mâles et femelles)	21 (13 ♂ 8 ♀)	9 (5 ♂ 4 ♀)	10 (5 ♂ 5 ♀)	7 (6 ♂ 1 ♀)	10 (6 ♂ 4 ♀)	3 (1 ♂ 2 ♀)
Individus sexuellement actifs	3,1 %	20 %	42,1 %	5,1 %	66,7 %	— ^b
Effectif estimé (indice de Lincoln)	161	55	36	169	23	— ^b
Variations de l'effectif estimé ^a	— ^b	—18,7 %	—9,9 %	+93,6 %	—18,3 %	—36,4 % ^c
Taux de disparition des individus capturés ^a	— ^b	20,6 %	23,8 %	17,9 %	20,8 %	45,5 %
Variations du nombre de mâles et de femelles	♂ — ♀ — ^b	—15,1 % —17,6 %	—16,6 % —20,4 %	+17,9 % +17,9 %	—19,2 % —18,7 %	—45,5 % —45,5 %

^a il s'agit de variations mensuelles moyennes. ^b données insuffisantes ou absentes. ^c variation de l'effectif capturé (estimation impossible).

Tableau 1b

Paramètres démographiques des populations sauvages de Souris du Midi de la France:
Mus spretus en garrigue à Murviel
Mêmes remarques qu'au tableau 1a

	Février 1980	Mai 1980	Octobre 1980	Mars 1981	Juin 1981	Septembre 1981
Effectif capturé	38	7	25	79	76	78
Sex ratio	1 (19 ♂ 19 ♀)	0,75 (3 ♂ 4 ♀)	2,57 (18 ♂ 7 ♀)	1,47 (47 ♂ 32 ♀)	1 (38 ♂ 38 ♀)	1,44 (46 ♂ 32 ♀)
Nombre d'adultes (dont mâles et femelles)	11 (5 ♂ 6 ♀)	7 (3 ♂ 4 ♀)	11 (7 ♂ 4 ♀)	44 (27 ♂ 17 ♀)	49 (24 ♂ 25 ♀)	21 (15 ♂ 6 ♀)
Individus sexuellement actifs	5,3 %	71,4 %	44 %	30,4 %	51,3 %	35,9 %
Effectif estimé (indice de Lincoln)	42	16	31	107	124	111
Variations de l'effectif estimé ^a	— ^b	—20,2 %	+20,5 %	+42,7 %	+15,9 %	—3,7 %
Taux de disparition des individus capturés ^a	— ^b	26,3 %	17,5 %	12,2 %	22,2 %	29,9 %
Variations du nombre de de mâles et de femelles	♂ — ♀ — ^b	—27,5 % —25,7 %	+109,5 % +16,4 %	+28,3 % +62,6 %	—8,2 % +6,8 %	+7,4 % —5,6 %

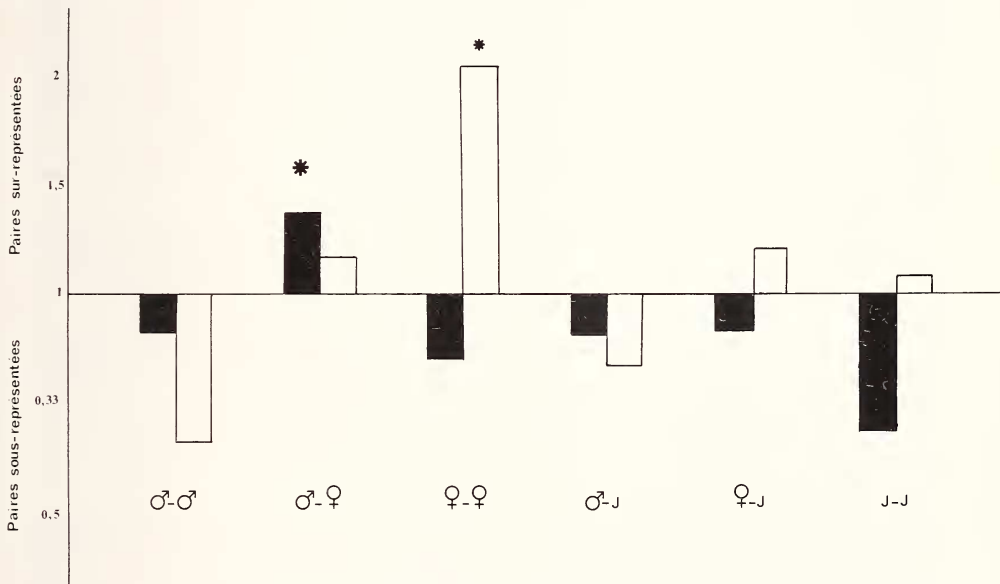
nés soient réduits (autour de 22 m). En réalité, cet indice englobe deux catégories d'individus (cf. Discussion). Enfin en Été, il se produit une restructuration générale: les indices des mâles et des femelles sont plus proches (autour de 2), ces dernières étant plus mobiles.

Relations spatiales

Chez *M. m. domesticus*, les grands déplacements et le petit nombre de recaptures effectués rendent les captures multiples peu nombreuses. Toutefois en regroupant les données de Novembre 1979 et 1980 (voir fig.), il apparaît que les femelles sont un peu plus capturées ensemble ($X^2 = 4,31$; $0,05 < p < 0,02$).

Chez *Mus spretus*, mâles et femelles adultes sont significativement capturés plus souvent au même emplacement lorsqu'on regroupe tous les résultats de 1980 (fig.). Dans le détail il existe une forte variabilité: ainsi, mâles et femelles sont largement associés en Mars et en Septembre, tandis que l'association femelle-jeune est bien représentée en Juin et plutôt sous-représentée en Mars (comme l'association mâle-jeune) et en Septembre.

Valeur observée/théorique



Associations par paires réalisées par capture au même emplacement; ces données proviennent des sessions de Mars, Juin et Septembre sur le quadrat de Murviel pour *Mus spretus* (en noir) et de Novembre 1979 et 1980 sur le quadrat de Petite Camargue pour *M. musculus domesticus* (en blanc). ♂ : mâles, ♀ : femelles, j : jeunes. *: X^2 significatif; **: X^2 très significatif

Discussion

Nos résultats sur les déplacements montrent une variation de leur longueur moyenne pour une même espèce suivant les zones: la D.R.M. de *spretus* passe du simple au double entre la garrigue et les zones littorales où cette espèce est présente. Il n'existe pas actuellement de comparaison avec d'autres travaux pour celle-ci; ce n'est pas le cas pour *M. m. domesticus*. Nos propres données montrent pour cette espèce également une variation de la dimension des déplacements instantanés suivant l'habitat: en Petite Camargue, la D.M.R. ne descend guère en dessous de 100 m pour toutes les catégories d'individus. A Frontignan, soit dans la zone de syntopie où la couverture végétale est plus complexe, la D.M.R. n'est que de 34,5 m. Les populations de cette espèce qui vivent dans les milieux anthropiques ont des

déplacements encore plus réduits, parfois inférieurs à 4 m (YOUNG et al. 1950; SELANDER 1970; STICKEL 1979). En revanche, dans une forêt sempervirente en Nouvelle-Zélande, FITZGERALD et al. (1981) trouvent sur des périodes de 2-3 semaines une mesure linéaire du domaine (range length) de 123 m, les densités étant du même ordre que sur notre quadrat de Petite Camargue.

Les dimensions du domaine peuvent également varier du fait des interactions avec d'autres espèces: DE LONG (1967) signale que l'interférence de *Mus* avec une population de *Microtus* entraîne une diminution du domaine d'activité des premiers, la distance linéaire étant seulement de 11 m. TOMICH (1970), en milieu insulaire à Hawaï, qui utilise le «average D» de BRANT (1962) trouve une distance de 25 à 43 m pour les mâles, 11 à 36 m pour les femelles suivant les zones; or des Rats (*Rattus rattus*, *R. exulans*) sont présents sur l'île et régulièrement piégés.

Par ailleurs, ce même auteur signale que le domaine estimé augmente avec l'effort de repérage par tracking; en revanche, nous avons noté que la moyenne des distances de recaptures successives avec relâcher tous les jours tend à diminuer au cours d'une session de piégeage continu et ne peut être utilisée comme paramètre permettant d'estimer le domaine vital. TOMICH (1970) insiste également sur la forte tendance à revenir dans un piège précédemment visité; or cela diminue beaucoup la moyenne de recapture. Dans notre étude, nous disposons toujours de 2 points de captures séparés par un intervalle de 3 à 8 jours qui comprend systématiquement 3 jours sans piégeage, ce qui évite une habitude trop forte.

Le domaine vital change également au cours de l'année en relation avec les périodes de reproduction, comme l'a montré S. RANDOLPH (1977) pour le Mulot (*Apodemus sylvaticus*): les mâles augmentent très nettement leurs déplacements quotidiens au début de la période de reproduction, contrairement aux femelles.

Toutes ces observations montrent que la longueur des déplacements varie en fonction de nombreux facteurs:

- Le piégeage et plus généralement la méthodologie utilisée (FITZGERALD et al. 1981; DUPLANTIER et al. 1984b).
- La structure de l'habitat.
- La répartition des ressources.
- Les interactions avec d'autres espèces.
- Des facteurs sociaux plus difficiles à appréhender comme les motivations individuelles (qui changent avec l'âge et la saison) et le rang social.

Une étude comparative des résultats est donc très délicate, et nécessiterait une connaissance précise de tous ces facteurs. De plus, un certain nombre d'études généralement cités (BAKER 1946; ANDERSON 1967; TOMICH 1970; BERRY et JACOBSON 1974; MYERS 1974) ont été réalisées en milieu insulaire; or, les espèces qui y vivent peuvent différer dans leur mode d'occupation de l'espace (ainsi que d'autres paramètres) comme SULLIVAN (1977) l'a montré chez *Peromyscus*.

Dans la discussion des résultats, nous utiliserons la D.M.R. comme paramètre de mesure du domaine vital au temps *t*. Les données ponctuelles disponibles dans la zone de syntopie en Novembre 1980 (CASSAING 1982), montrent qu'un chevauchement complet des domaines est possible entre les deux espèces: un couple de *Mus spretus* et 5 jeunes occupent une surface qui englobent un groupe de 14 *domesticus*; mais le domaine exploité par ceux-ci est deux fois plus petit que celui des premiers. Au vu des remarques exposées précédemment, la restriction du domaine de *domesticus* par rapport à celui de Petite Camargue pourrait être attribuée à la compétition avec *M. spretus*. En revanche, cette espèce qui se déplace nettement plus que la précédente ne paraît pas affectée par la compétition: dans ce cas, l'augmentation de la D.M.R. observée aux Aresquiers par rapport à la garrigue (105 m contre 35 à 55 m pour la même saison), pourrait être attribuée à la plus grande ouverture du milieu qui présente ici des zones dénudées.

Sédentarité et dispersion

M. m. domesticus, qualifié de semi-nomade par CALDWELL (1964), apparaît comme un colonisateur opportuniste qui profite des migrations humaines: des mouvements de grande ampleur devrait donc être mis en évidence. TOMICH (1970) signale peu de mouvements entre diverses grilles de pièges situées dans un même champ, mais note en revanche quelques déplacements importants, jusqu'à 2400 m, qui affectent 25 individus sur plus de 1500 captures (soit moins de 2%); ces migrations s'effectuent entre 5 et 236 jours, avec un exemple de 21 jours pour 920 m. C'est le seul cas quantifié d'une véritable migration. BERRY et JACOBSON (1974), en effet, indiquent que plus de 20 % de souris se reproduisent dans un site éloigné de 50 à 100 m du site d'où elles sont apparues pour la première fois; mais ces distances sont-elles suffisantes pour parler de véritables migrations? Il en est de même pour l'étude de MYERS (1974), qui observe au Printemps des femelles passant d'une grille à l'autre, l'éloignement entre les deux étant de 90 m. Dans ces exemples, il s'agit peut-être d'un glissement de la zone d'activité au cours du temps ou d'un agrandissement de celle-ci; pour trancher entre ces possibilités, il manque la référence aux déplacements instantanés que nous utilisons dans l'indice de sédentarité.

En Petite Camargue, nous trouvons une D.M.R. de 114 m en Novembre et 103 m en Mars; par comparaison, les 65 m qui séparent en moyenne les centres d'activité prouvent qu'il n'y pas eu dispersion. La population décline fortement entre les deux sessions, la reproduction est arrêtée et les individus survivant ont une croissance pondérale très faible. Les conditions régnantes sont plutôt défavorables, et il s'en suit une mortalité sur place de 2 individus par hectare et par mois qui pourrait largement s'expliquer par la prédation.

En 1981, pour des raisons logistiques, la session de Printemps n'a pu être réalisé que fin-Avril, soit 5 mois plus tard, si bien que 2 individus marqués seulement sont repris. Le taux de décroissance comme le taux de disparition des individus marqués sont semblables à l'année précédente. Or ces deux individus sont repris à 474 et 183 m de leur centre d'activité de Novembre; il y a donc eu cette fois-ci dispersion: mais comme la situation démographique est la même qu'en Hiver 79-80, avec un taux de disparition identique, on peut supposer que la dispersion ne s'est pas produite durant l'Hiver, mais en Mars-Avril. Les données disponibles sur les deux ans au Printemps le confirment: sur 10 recaptures, 3 individus ont nettement migré puisque recapturés en moyenne à 289 m, deux autres sont repris à 150 m, enfin les cinq restants sont restés sédentaires (50 m), alors que la moyenne des D.R.M. est de 96 m. Une phase de dispersion a donc lieu au Printemps, en période de faible densité, au début de la période de reproduction, et elle affecte la moitié de l'effectif.

Chez *Mus spretus*, en phase de décroissance (Printemps 1980), on note une mobilité équivalente des deux sexes; on peut attribuer la mauvaise survie à une cause environnementale qui contraint les individus à rechercher les meilleures zones, cela est confirmé par des déplacements instantanés élevés, qui seraient liés à la nécessité d'exploiter un grand domaine.

Quand la population est en phase de croissance (Octobre à Mars 1981), les mâles sont plus mobiles (indice 2,04) que les femelles qui ont peu bougé (indice 1,20); à la fin de cette phase, soit en Mars, les déplacements des mâles sont très réduits (13,5 m), ce qui peut correspondre à un partage du milieu alors que les ressources sont encore abondantes, essentiellement les glands du chêne-kermès. Alors que les mâles ont le plus petit domaine, le nombre de couples repérés par des captures multiples est le plus élevé. Par la suite, on observe un agrandissement du domaine exploité, la D.R.M. passant à 37 m en Juin, corrélativement à une sédentarisation marquée (indice 1,27): en fait elle est très marquée pour les anciens mâles, déjà présents en Octobre (0,79 pour $n = 5$ contre 1,53 pour $n = 14$). Dans le même temps, le nombre de mâles diminue et le sex-ratio passe de 1,5 à 1, suite à l'élimination des derniers mâles apparus.

Nous aurions alors pour ces mâles sédentaires tous les attributs de la territorialité telle

Tableau 2a

Déplacements instantanés (mesurés par recaptures au cours d'une même session de piégeage) et déplacements saisonniers du centre d'activité théorique des Souris du Midi de la France. La sédentarité est mesurée par le rapport déplacements saisonniers/déplacements instantanés: *Mus musculus domesticus* sur le littoral de Petite Camargue

Sessions de piégeage	Novembre 1980*	Mars 1980	Juin 1981	Novembre 1980	Avril 1981	Juin 1981
Densité/hectare	6,51	2,27	1,52	6,81	0,99	-
Déplacements instantanés (DR ou DMR)	♂ m = 120,2 (n = 23) ♀ m = 103,6 (n = 22) Total m = 112,06 ± 13,80	♂ m = 95,1 (n = 8) ♀ m = 114,2 (n = 6) Total m = 103,28 ± 18,44	♂ m = 116,2 (n = 3) ♀ m = 30,0 (n = 1) Total m = 94,62 ± 43,10	♂ m = 125,2 (n = 23) ♀ m = 102,5 (n = 24) Total m = 113,57 ± 12,99	♂ m = 101,2 (n = 3) ♀ m = 62,4 (n = 2) Total m = 85,72 ± 27,23	♂ m = 101,2 (n = 3) ♀ m = 62,4 (n = 2) Total m = 85,72 ± 27,23
Déplacements Saisonniers de l'Activité (DSA)	♂ m = 72,6 (n = 16) ♀ m = 54,4 (n = 11) Total m = 65,15 ± 8,33	♂ m = 125,7 (n = 5) ♀ m = 185,1 (n = 3) Total m = 147,98 ± 46,37	-	♂ m = 183,1 (n = 1) ♀ m = 474,3 (n = 1) Total m = 242,0 (n = 1) 30,0 (n = 1)	-	-
Indice de sédentarité	♂ 0,67 ♀ 0,50 Total 0,61	1,27 1,87 1,50	-	-	-	-

* données insuffisantes ou absentes.

Tableau 2b

Déplacements instantanés (mesurés par recaptures au cours d'une même session de piégeage) et déplacements saisonniers du centre d'activité théorique des Souris du Midi de la France. La sédentarité est mesurée par le rapport déplacements saisonniers/déplacements instantanés: *Mus spretus* en garrigue à Murviel

Sessions de piégeage	Printemps 1980*	Octobre 1980	Mars 1981	Juin 1981	Septembre 1981
Densité/hectare	3,50 - > 1,33	2,49	10,64	11,46	10,01
Déplacements instantanés (DR ou DMR)	♂ m = 54,6 (n = 10) ♀ m = 37,7 (n = 9) Total m = 46,60 ± 7,91	♂ m = 50,8 (n = 8) ♀ m = 59,3 (n = 3) Total m = 53,09 ± 7,10	♂ m = 13,5 (n = 16) ♀ m = 21,7 (n = 13) Total m = 17,17 ± 4,46	♂ m = 36,6 (n = 15) ♀ m = 22,5 (n = 18) Total m = 28,90 ± 5,39	♂ m = 29,0 (n = 20) ♀ m = 38,0 (n = 16) Total m = 32,99 ± 4,17
Déplacements Saisonniers de l'Activité (DSA)	♂ m = 90,5 (n = 3) ♀ m = 76,2 (n = 3) Total m = 83,38 ± 19,81	♂ m = 65,7 (n = 5) ♀ m = 48,6 (n = 2) Total m = 60,77 ± 16,78	♂ m = 32,0 (n = 19) ♀ m = 54,9 (n = 15) Total m = 42,80 ± 6,82	♂ m = 55,8 (n = 5) ♀ m = 66,2 (n = 3) Total m = 61,57 ± 14,86	-
Indice de sédentarité	♂ 1,66 ♀ 2,02 Total 1,79	2,04 1,20 1,73	1,27 2,48 1,85	1,79 2,23 1,99	-

* Les données de Mai 1980 étant insuffisantes mais de même valeur que celles de Février, elles sont regroupées avec celles-ci pour la détermination d'une Distance de Recapture moyenne.

que l'ont définie BROWN et ORIAN (1979), avec fixation dans une zone qui change peu et occupation exclusive de cette zone par une défense active: en effet, en enceinte neutre au laboratoire (CASSAING 1984), les mâles matures présentent à cette époque un taux particulièrement élevé d'actes agressifs au cours des confrontations dyadiques; cette agressivité s'exprime en dehors des préliminaires d'approche qui sont la règle lorsque des relations hiérarchiques existent. Il nous reste cependant à la mettre en évidence sur le terrain. Les femelles sont à ce moment beaucoup plus mobiles, l'extension de leur zone d'activité restant la même (22 m): mais cette mobilité n'affecte pas les femelles gestantes ou allaitantes, dont l'indice est de 0,95 ($n = 7$) contre 3,55 ($n = 8$) pour les autres. En été, les effectifs diminuent légèrement, et on assiste à un nomadisme assez général (indice 1,8 pour les mâles et 2,2 pour les femelles); il semble qu'une restructuration totale ait lieu, tandis que les individus anciens disparaissent; la survie des mâles est alors meilleure et le sex-ratio est de 1,4 en Septembre.

Organisation spatiale et sociale

Les données disponibles sur la démographie, les déplacements, et les comportements sociaux, permettent de formuler pour chaque espèce un modèle d'hypothèses sur l'organisation spatiale et sociale.

Chez *M. m. domesticus*, une structure en dèmes fermés est classiquement décrite (ANDERSON 1970; SELANDER 1970; DEFRIES et MCCLEARN 1972): les populations sont distribuées en petites unités (ou dèmes) avec un ou deux mâles reproducteurs, de quatre à sept femelles et quelques jeunes, d'où l'immigration est exclue. Ce modèle a été remis en cause par des études de la diffusion de gènes dans des populations naturelles, à partir d'individus introduits (BERRY et JACOBSON 1974; KIRBY, in BAKER 1984; MYERS 1974; BAKER 1981): la diffusion ne correspond pas à celle attendue si on postule une structure en dèmes fermés. Dans notre étude sur des populations sauvages dont les densités sont inférieures à 10 individus/hectares, comme celle de FITZGERALD et al. (1981), une telle structure est incompatible avec la distribution observée.

Elle ne paraît envisageable que dans le cas de population commensale atteignant des densités élevées sur des périodes de temps prolongées. Pour les populations sauvages, une territorialité individuelle est souvent signalée: pour MYERS (1974), il y aurait exclusion entre mâles reproducteurs, les femelles étant réparties aléatoirement vis-à-vis de ceux-ci; BERRY et JACOBSON (1974) font la même observation, et notent que le domaine d'activité des femelles, qui recoupe ceux de plusieurs mâles au début des périodes de reproduction, tend à être inclus par la suite dans celui d'un mâle unique. Pour ANDERSON (1978), les adultes des deux sexes occupent des zones stables, défendues comme des territoires. FITZGERALD et al. (1981) interprètent le faible recouvrement des domaines qu'ils observent comme un système territorial d'où sont exclus les individus du même sexe, ce qui rejoint les conclusions de JUSTICE (1962); la territorialité, toujours dans l'étude de FITZGERALD et al. (1981), est confirmée par le fait que les captures de deux mâles au même emplacement ne se prolongent jamais: l'un des deux finit par disparaître et l'autre agrandit alors son domaine d'activité.

Ces observations concernent une population dont la plupart des individus ont plus de quatre mois et sont donc matures. Dans notre cas, au moment du pic de densité, la population est jeune et paraît peu structurée, avec de très nombreux déplacements qui se recoupent en tous sens. Puis la population devient plus âgée, mais il n'y a plus dès lors de contact entre les domaines. Cependant, on ne peut exclure l'existence d'agrégats, avec des domaines collectifs, au sein desquels l'agressivité est limitée, contrôlée par les postures et actes de reconnaissance largement manifestés en enceinte neutre (CASSAING 1984): cela reste à vérifier. Les migrations d'adultes observées entre Mars et Juin excluent l'attachement à un territoire définitif et la colonisation de nouvelles zones reste possible en permanence pour un individu donné, et la population est semi-nomade. Cela permet à

l'espèce d'occuper des zones fluctuantes quant aux conditions de ressources d'où *M. spretus* est absente. Ce serait donc la compétition avec cette espèce qui contraindrait *M. m. domesticus* à adopter, dans le Sud de la France, une stratégie d'occupation de l'espace caractérisée par cette possibilité de migration.

Pour *Mus spretus*, les couples initiaux, formés en début d'Automne, se reproduisent plusieurs fois, jusque fin Janvier au plus tard. Si les effectifs de départ sont faibles, l'espace est largement disponible et de nouveaux couples peuvent se former; sinon, une compétition a lieu avec les premiers occupants, et tourne à l'avantage des premiers; cette phase s'accompagne d'une recherche des zones les plus favorables en ressources, mais également au voisinage d'une femelle au moins par mâle. Lorsque une certaine densité est atteinte, la dispersion est bloquée et les jeunes ne se maintiendraient à proximité des parents que tant qu'ils n'ont pas acquis la maturité sexuelle; nous avons ainsi observé des individus de 20 g, ce qui les classe largement comme adultes, se comporter comme des immatures: mais après mise en cage trois semaines environ avec une femelle, ils se comportent en adulte avec une agressivité très élevée (CASSAING 1984). Les premiers mâles deviennent territoriaux tandis que les autres recherchent des zones libres. L'association mâle-femelle semble se faire avec un chevauchement important de leurs domaines respectifs et paraît nécessaire à l'acquisition de la territorialité liée à l'agressivité et de la maturité sexuelle: celle-ci nécessiterait également un affranchissement des interactions avec le parent mâle. En été, la compétition tourne à l'avantage des mâles matures les plus jeunes.

Dans ce modèle, l'agressivité du mâle serait donc nécessaire pour le maintien de sa dominance, qui lui assure l'exclusivité de la reproduction. En conditions défavorables, les taux de reproduction et de survie sont faibles, et on a des grands territoires et une densité plus ou moins basse: les survivants seront précocément matures (nous avons observé un mâle de 12 g en activité sexuelle en présence de 5 jeunes aux Aresquiers, en Novembre 1980). En conditions favorables, la présence et les interactions fréquentes avec le mâle territorial inhiberaient la maturation des jeunes mâles, comme chez les Gerbilles (SWANSON 1977). Ces interactions fréquentes ne sont rendues possibles que par une activité de patrouille intense le long de cheminements préférentiels et collectifs, comme nous l'avons mis en évidence par ailleurs (DUPLANTIER et al. 1984b).

Compétition interspécifique

M. spretus, par sa territorialité, son agressivité, ses caractéristiques physiologiques (faibles besoins hydriques, ORSINI et al. 1982; SICART et al. 1985; possibilité d'entrer en léthargie, PETTER 1955), apparaît plus spécialisé; son mode d'occupation de l'espace consisterait en une optimisation sur place du nombre d'individus, comme en témoigne la limitation observée autour de 10 individus/hectare. *M. m. domesticus*, plus nomade, mais pouvant occuper massivement un milieu restreint si les ressources le permettent en resserant les hiérarchies, optimiserait dans le temps ses effectifs vis-à-vis des conditions présentes.

Les conséquences de ces différentes stratégies pourraient expliquer certains aspects de la répartition des deux espèces dans le Midi de la France. *Mus spretus*, grâce à ses caractéristiques physiologiques est mieux adapté pour résister aux contraintes de sécheresse estivale et ainsi survivre en garrigue; mais il est possible qu'une contre-partie existe, comme la nécessité de pouvoir disposer de ressources suffisantes à l'avance pour faire face à des conditions extrêmes: par exemple un abri ou un terrier où une humidité relative est conservée, ou une surface garantissant des réserves énergétiques plus importantes: ceci ne serait rendu possible que par une stricte territorialité avant la saison sèche.

Mais cette stratégie deviendrait limitative pour occuper des zones où les ressources alimentaires sont espacées ou très variables dans le temps, et exigent l'exploitation de zones éloignées d'une saison à l'autre. Cela pourrait être le cas en Petite Camargue, où le comportement plus nomade de *M. m. domesticus* lui donne un avantage supplémentaire:

ces deux facteurs, limitation intrinsèque de *M. spretus* et au contraire facilitation pour *M. m. domesticus*, expliqueraient l'absence de la première espèce dans ces milieux. Les différences dans l'occupation de l'espace sont manifestes lorsque les deux espèces cohabitent, puisqu'on l'a vu, *Mus spretus* contrôle alors une surface deux fois plus importantes que *Mus m. domesticus* avec seulement un couple adulte: les conditions permettant une occupation de ce type de zone par les deux espèces à la fois sont maintenant à rechercher sur ces bases.

Résumé

Les Souris *Mus spretus* Lataste, 1883 et *Mus musculus domesticus* Ratty, 1772, présentent des populations sauvages permanentes dans le Sud de la France. Leurs aires de répartition ne se recouvrent que sur une mince frange littorale (syntopie). Les résultats sur la compétition directe et l'écophysiologie ne permettent pas d'expliquer tous les aspects de cette ségrégation, d'où la nécessité d'une étude des facteurs de l'occupation de l'espace. En intégrant les paramètres démographiques, la distribution des individus et les comportements d'interaction, les auteurs discutent l'organisation spatiale; des différences importantes apparaissent grâce notamment à l'utilisation d'un indice de sédentarité. Ainsi, chez *Mus spretus*, en milieu fermé, les mâles reproducteurs patrouillent de grands territoires sur lesquels ils sont sédentaires. Cette espèce serait alors peu apte à coloniser des aires trop ouvertes: les domaines à contrôler seraient alors vastes; c'est le cas en milieu dunaire de Petite Camargue où *M. m. domesticus* est seule présente. Cette espèce, grâce à son nomadisme pourrait exploiter de telles zones et y reconstituer ses populations après migrations grâce à ses comportements sociaux facilitant les contacts interindividuels.

Zusammenfassung

Räumliche Organisation, Konkurrenz und Populationsdynamik bei wilden Mäusen (Mus spretus Lataste und Mus musculus domesticus Ratty) in Südfrankreich

Von den beiden Mäusearten *Mus spretus* und *Mus musculus domesticus* gibt es in Südfrankreich freilebende Populationen. Nur in einem schmalen Küstenstreifen sind sie syntop. Da die in früheren Arbeiten behandelte direkte Konkurrenz und die unterschiedliche Ökophysiologie der beiden Arten ihre Trennung nicht vollständig zu erklären vermögen, wird hier als weitere mögliche Ursache die räumliche Verteilung der Individuen beider Arten untersucht. Die Kombination von demographischen Parametern, der räumlichen Verteilung und dem Verhalten gegenüber Individuen der eigenen und der anderen Art führt zu einem Modell der räumlichen und sozialen Organisation beider Arten. Durch die Bestimmung der relativen Sesshaftigkeit werden wichtige Unterschiede in diesem Parameter sichtbar. In dicht bewachsenen Gebieten wie in der mediterranen Garrigue sind die ♂ von *Mus spretus* in großen Territorien sedentär. Dies führt zu der Vermutung, daß sie in offenem Gelände, in dem sie zur Ernährung noch größere Räume benötigen würden, nicht mehr existieren können. Solch ein Gebiet wäre das Dünenhabitat „Petite Camargue“, wo *M. m. domesticus* allein vorkommt. Dagegen erlauben Wanderfreudigkeit und Verträglichkeit *M. m. domesticus*, in derartigen Biotopen bei günstigen Bedingungen immer wieder Populationen aufzubauen.

Bibliographie

- ANDERSON, P. K. (1967): The role of breeding structure in evolutionary processes of *Mus musculus* populations. In: Mutation in Population. Proceedings of the Symposium on the Mutational Process. Ed by R. HONCARIV. Prague: Academia Prague. Pp 17-21.
- ANDERSON, P. K. (1970): Ecological structure and gene flow in small mammals. Symp. zool. Soc. Lond. 26, 299-325.
- ANDERSON, P. K. (1978): The serendipitous mouse. Nat. Hist. 87, 38-43.
- BAKER, R. H. (1946): A study of rodent population on Guam, Mariana Islands. Ecological Monographs 16, 393-408.
- BAKER, A. E. H. (1981): Gene flow in house mice: introduction of a new allele into free-living populations. Evolution 35, 243-258.
- BERRY, R.; JAKOBSON, M. (1974): Vigility in an island of the house mouse. J. Zool. (London) 173, 341-354.
- BRANT, D. H. (1962): Measures of the movements and population densities of small rodents. Univ. of Calif. Pub. Zool. 62, 105-184.
- BRITTON-DAVIDIAN, J.; THALER, L. (1978): Evidence for the presence of two sympatric species of mice (Genus *Mus* L.) in Southern France based on biochemical genetics. Bioch. Genet. 16, 213-225.
- BROWN, J.; ORIAN, G. (1979): Spacing patterns in mobile animals. Ann. rev. Ecol. Syst. 1, 239-262.

- CALDWELL, L. D. (1964): An investigation of competition in natural populations of mice. *J. Mammalogy* **45**, 12–30.
- CALDWELL, L. D.; GENTRY J. B. (1965): Interactions of *Peromyscus* and *Mus* in a one-acre field enclosure. *Ecology* **46**, 189–192.
- CASSAING, J. (1982): Les populations sauvages de Souris du Midi de la France (*Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*): approche étho-écologique et conséquences évolutives. Doct. 3e cycle. Montpellier.
- (1984): Interactions intra- et interspécifiques chez les Souris sauvages du Midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*: conséquences sur la compétition entre les deux espèces. *Biol. Behav.* **4**, 281–293.
- CHITTY, D. (1967): The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* **2**, 51–78.
- DEFRIES, J.; MCCLEARN, G. (1972): Behavioral genetics and the fine structure of mouse populations: a study in microevolution. *Evol. Biol.* **5**, 279–291.
- DE LONG, K. (1967): Population ecology of feral house mice. *Ecology* **48**, 611–634.
- DUPLANTIER, J. M.; ORSINI, P.; THOHARI, M.; CASSAING, J.; CROSET, H. (1984a): L'échantillonnage des populations de Muridés: influence du protocole de piégeage sur les paramètres démographiques. *Mammalia* **48**, 88–96.
- DUPLANTIER, J. M.; CASSAING, J.; ORSINI, P.; CROSET, H. (1984b): Utilisation des poudres fluorescentes pour l'étude du déplacement des petits Rongeurs dans la nature. *Mammalia* **48**, 25–30.
- EISENBERG, J.-F. (1967): A comparative study in rodent ethology with emphasis of social behavior. *Proc. U.S. Nat. Mus.* **122**, 1–51.
- FITZGERALD, B.; KARL, B.; MOLLER, M. (1981): Spatial organization and ecology of a sparse population of house mice (*Mus musculus*) in a New Zealand forest. *J. Anim. Ecol.* **50**, 489–518.
- GRANT, P. (1972): Interspecific competition among rodents. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **3**, 79–106.
- HUTCHINSON, G. E. (1957): Concluding Remarks. *Symposia on quantitative biology* **22**, 415–427. New York: Cold Spring Harbour Laboratory.
- JUSTICE, K. E. (1961): A new method for measuring home ranges of small mammals. *J. Mammalogy* **42**, 462–470.
- KREBS, C. (1978): A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Canadian J. Zool.* **56**, 2463–2480.
- MYERS, J.; KREBS, C. (1970): Genetic, behavioural, and reproductive attributes of dispersing field voles, *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochragaster*. *Ecol. Monogr.* **41**, 53–78.
- MYERS, J. (1974): Genetic and social structure of feral house mouse populations on Grizzly Island, California. *Ecology* **55**, 747–759.
- ORSINI, P.; CASSAING, J.; DUPLANTIER, J. M.; CROSET, H. (1982): Premières données sur l'écologie des populations naturelles de Souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty, dans le Midi de la France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **36**, 322–336.
- PETTER, F. (1955): Note sur l'estivation et l'hibernation observées chez plusieurs espèces de Rongeurs. *Mammalia* **19**, 444–446.
- RANDOLPH, S. (1977): Changing spatial relationships in a population of *Apodemus sylvaticus* with the onset of breeding. *J. Anim. Ecol.* **46**, 653–676.
- SELANDER, R. K. (1970): Behavior and genetic variation in natural populations. *Amer. Zool.* **10**, 53–66.
- SHEPPE, W. A. (1967): Habitat restriction by competitive exclusion in the mice *Peromyscus* and *Mus*. *Can. Field Nat.* **81**, 81–98.
- SICARD, B.; NAVAJAS, M.; JACQUART, TH.; LACHIVER, F.; CROSET, H. (1985): Métabolisme hydrique de populations de *Mus musculus domesticus* Rutty 1772 et de *Mus spretus* Lataste 1883 soumises à divers régimes hydriques. *C. R. Ac. Sci.* (sous presse).
- SPITZ, F. (1969): L'échantillonnage des petits mammifères. In: *Problème d'Ecologie. L'échantillonnage des peuplements d'animaux en milieux terrestres*. Paris: Ed. Masson.
- STICKEL, L. F. (1979): Population ecology of house mice in unstable habitats. *J. Anim. Ecol.* **48**, 871–887.
- SULLIVAN, T. (1977): Demography and dispersal in island und mainland populations of the deer mouse *Peromyscus maniculatus*. *Ecology* **58**, 964–978.
- SWANSON, H. (1977): In: *Population control by social behavior*. Ed. by F. EBLING and D. STODDART. London: Inst. Biol. Pp. 278.
- TAYLOR, L. R.; TAYLOR, R. A. J. (1977): Aggregation, migration and population mechanics. *Nature* **265**, 415–421.
- THALER, L.; BONHOMME, F.; BRITTON-DAVIDIAN, J. (1981): Processes of speciation and semi-speciation in the House Mouse. In: *Biology of the House Mouse*. Ed by R. J. BERRY. *Symp. zool. Soc. London: Academic Press*. Vol. **47**, 27–41.
- TOMICH, P. K. (1970): Movement patterns of field rodents in Hawaii. *Pacific Science* **24**, 195–234.
- YOUNG, H.; STRECKER, R.; EMLER, J. (1950): Localization of activity in two indoor populations of house mice, *Mus musculus*. *J. Mammalogy* **31**, 403–410.

Adresse des auteurs: Dr. JACQUES CASSAING et Dr. HENRI CROSET, Institut des Sciences de l'Evolution, U.S.T.L., Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, F-34060 Montpellier Cedex, France